

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОЦЕРКОИДОВ
TRIAENOPHORUS NODULOSUS НА БИОЛОГИЮ
ИХ ПЕРВЫХ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ
CYCLOPS STRENUUS

Б. И. Куперман, В. К. Киреев

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Экспериментально изучено влияние процеркоидов *T. nodulosus* на сроки метаморфоза, плодовитость, выживаемость и способность к заражению *C. strenuus* на всех копепоditных стадиях (с I по V).

Проблема взаимоотношений паразита и хозяина одна из наиболее важных и сложных в современной паразитологии. Большинство работ, посвященных воздействию цестод на хозяев, содержит в основном сведения о фазах развития, протекающих в позвоночных. Исследования о влиянии цестод на физиологические и биохимические функции и некоторые стороны биологии беспозвоночных, в которых развиваются первые личиночные стадии паразита, очень немногочисленны (Кулаковская, 1962; Дубинина, 1966; Klekowski, Guttowa, 1963; Kennedy, 1972; Ялынская, 1972; Куперман, 1973). В настоящей работе была поставлена задача выяснить экспериментально воздействие процеркоидов *Triaenophorus nodulosus* на некоторые биологические показатели *Cyclops strenuus*, первого промежуточного хозяина этого паразита в природе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Циклопы, отловленные в прибрежье Рыбинского водохранилища, были разделены на группы по возрастным копепоditным стадиям, благодаря чему достигалась однородность материала. Корадии для заражения рачков были получены из культуры яиц *T. nodulosus*, выделенных из половозрелых червей с января по июнь. Метод культивирования яиц и корадиев подробно описан ранее (Куперман и Монаков, 1972).

Заражение циклопов производилось в стаканчиках объемом 200 мл с артезианской водой при температуре 18—20°. К циклопам, отсаженным по 25—35 экз. в каждом сосуде, добавляли корадиев. Через час после начала заражения воду в стаканчиках полностью меняли, достигая этим одновременного заражения всей группы циклопов при небольшой интенсивности заражения (4—6 процеркоидов в полости тела одного рачка). Затем в каждый стаканчик рассаживали по 15 циклопов с указанной интенсивностью заражения. Были проведены 4 серии опытов (3 серии весной и летом и 1 — зимой), в которых использовались циклопы на I—V копепоditных стадиях. Каждая серия опытов включала все возрастные группы (от I до V) и проводилась в двух повторностях. Одновременно ставился контроль из незараженных циклопов соответствующей копепоditной стадии. Всего в первой части опытов участвовало 600 зараженных и 300 контрольных копеподитов *C. strenuus*.

Для получения высокой интенсивности заражения были использованы копеподиты IV и V стадии. В этом случае к циклопам добавляли значительно большее количество корацидиев, чем в первой части опытов, и заражение проходило в течение 5—6 часов. После достижения высокой интенсивности инвазии (15—18 процеркоидов в рачке) их рассаживали по 15 экз. в каждый сосуд. К каждой из возрастных групп копепод также ставили контроль. Всего в этой части опытов исследовано 240 зараженных и 120 контрольных циклопов.

Сроки метаморфоза зараженных циклопов по сравнению с незараженными в контроле учитывались для каждой возрастной группы и на всех стадиях развития, начиная со следующей после заражения и до появления у самок яйцевых мешков. Аналогичным образом изучали влияние заражения на плодовитость копепод.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты показали, что первыми промежуточными хозяевами этой цестоды могут быть не только взрослые особи и копеподиты IV, V стадий, как указывалось многими авторами ранее (Guttowa, 1961; Michajlow, 1962; Дубинина, 1966), но и рачки более ранних возрастов (I—III), в полости тела которых процеркоиды достигают инвазионного состояния (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Результаты заражения *Cyclops strenuus* процеркоидами *Triaenophorus nodulosus* в зависимости от стадии развития и величины циклопов

Копеподная стадия, пол	Заражено (в %)	Средняя интенсивность заражения	Размеры циклопа (в мм)	Размеры процеркоидов (в мкм)
I	60	1.7	0.67	130—180
II	67	2.2	0.7	160—200
III	85	3.5	0.8	180—230
IV	100	4.8	0.9	180—290
V	100	5.1	1.1	220—360
♀	100	4.0	—	—
♂	100	2.6	—	—

Как следует из полученных данных, копеподиты ранних возрастов (I—III стадии) достигают высокой степени заражения (60—85%) при средней интенсивности — 1.7—3.5 процеркоида в циклопе. Следует отметить четкую зависимость степени интенсивности заражения циклопов от их возрастной стадии. Как видно из табл. 1, зараженность и число процеркоидов в рачках последовательно увеличивается с I по V копеподитную стадию. Наблюдается различие в интенсивности заражения между самцами и самками циклопов на взрослой стадии. Эти данные подтверждают факт влияния возраста и пола на степень и интенсивность инвазии копепод (Michajlow, 1953; Watson a. Price, 1960; Куперман, 1973). Величина процеркоидов зависит как от интенсивности заражения, так и от объема полости тела рачков, что показано нами на разных возрастных стадиях циклопов.

Проведенные эксперименты показали наличие существенного воздействия процеркоидов *T. nodulosus* на развитие циклопов, преимущественно на ранних копеподитных стадиях. Это прежде всего проявляется в значительном удлинении сроков метаморфоза зараженных копеподитов даже при сравнительно небольшой интенсивности инвазии. Длительность прохождения отдельных стадий копеподитов увеличивается со стадии, следующей после заражения, в результате чего увеличивается и общий период развития (табл. 2).

Как видно из табл. 2, срок метаморфоза циклопов от I копеподитной стадии, на которой произошло заражение, до взрослой составляет 42

Т а б л и ц а 2
Сроки развития *Cyclops strenuus*, зараженных на разных стадиях метаморфоза
(в днях)

Стадия заражения	Продолжительность стадии развития					Общий срок развития
	II	III	IV	V	Половозрелая	
Низкая интенсивность заражения						
I стадия						
Опыт	6	7	12	11	6	42
Контроль	3	4	6	11	6	30
II стадия						
Опыт		7	8	12	6	33
Контроль		6	7	12	6	31
Высокая интенсивность заражения						
IV стадия						
Опыт				11	8	19
Контроль				8	7	15
V стадия						
Опыт					8	8
Контроль					7	7

дня, что на 12 дней больше, чем у незараженных рачков. Запаздывание в переходе на следующую стадию начинается уже у копепоидов II стадии и равно 3 дням; у копепоидов III стадии — 2 дням и у копепоидов IV стадии — 6 дням. Срок развития на V копепоидитной стадии в опыте и в контроле совпадает.

При заражении копепоидов II стадии отмечено менее резкое отклонение в сроках метаморфоза между опытными и контрольными экземплярами. Длительность развития зараженных рачков от II стадии до взрослой равна 33 дням, что на 2 дня больше, чем у незараженных за тот же период развития.

У циклопов, зараженных на III, IV и V копепоидитной стадиях, при низкой интенсивности заражения не обнаружено отклонений в сроках метаморфоза по сравнению с неинвазированными рачками соответствующих возрастных групп. В то же время в экспериментах с высокой интенсивностью заражения (15—18 процеркоидов в рачке), которую получили у копепоидит IV, V стадий, происходит задержка в развитии по сравнению с контрольными (табл. 2). Для копепоидов, зараженных на IV стадии, на дальнейшее развитие потребовалось 19 дней, что на 4 дня больше, чем у контрольных; копепоиды V стадии достигали половой зрелости с задержкой на 1 день.

Сравнение многочисленных данных по выживаемости копепоидов *C. strenuus*, инвазированных на всех стадиях их развития, с контрольными показало, что процеркоиды *T. nodulosus* не вызывают гибели хозяина даже при высокой интенсивности заражения. Продолжительность жизни циклопов в опыте и контроле совпадают.

Плодовитость — один из наиболее важных показателей жизнедеятельности циклопов. Влияние процеркоидов *T. nodulosus* на плодовитость *C. strenuus* определялась по количеству яиц у самок, полученных в результате метаморфоза зараженных копепоидов различных возрастных групп (I—V). Проведенные эксперименты показали, что при небольшой интенсивности заражения существенных отклонений в плодовитости между контрольными и опытными циклопами всех возрастных групп не происходит.

Однако при большой интенсивности заражения отмечено существенное воздействие паразита на плодовитость самок, зараженных на стадии копепоидов IV. Среднее число яиц у этих самок равно 24, что на 6 яиц меньше, чем у незараженных в контроле.

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокая зараженность в эксперименте и выявление естественной инвазии *C. strenuus* личинками псевдофилидных цестод позволили считать этот вид циклопов их основным промежуточным хозяином (Michajlow, 1953; Guttowa, 1963; Куперман и Монаков, 1972).

Как следует из наших опытов, заражение циклопов может происходить уже на ранних этапах метаморфоза: копепоиды I—III стадий легко заражаются и в полости тела их процеркоиды *T. nodulosus* достигают инвазионного состояния. Следовательно, не только половозрелые особи *C. strenuus* и копепоиды IV, V стадий, но и рачки более ранних возрастов (I—III) могут служить первыми промежуточными хозяевами *Triaenophorus* и, возможно, других цестод.

Установлена тесная корреляция между степенью и интенсивностью инвазии и стадией развития копепоидов, возрастающих от I до V стадий. Относительно небольшой интенсивности заражения (4—6 процеркоидов в рачке) достигают копепоиды всех возрастных групп, высокая интенсивность (15—18 процеркоидов) отмечена только у копепоидов IV, V стадий. Выживаемость зараженных циклопов при разной интенсивности не отличалась от таковой у незараженных. По всей вероятности, отношения в системе «*T. nodulosus*—*C. strenuus*», сложившиеся в процессе длительной совместной эволюции, достигли относительного равновесия; это не означает, однако, что они не могут нарушаться.

Проведенные нами исследования показали, что на каждой из возрастных стадий развития циклопов отношения между паразитом и хозяином могут проявляться по-разному, что находит выражение в нарушении важных биологических функций. Даже при слабой интенсивности заражения *T. nodulosus* у копепоидов I и II стадий наблюдалось значительное увеличение сроков развития на всех последующих стадиях. У рачков IV и V стадий тенденция к увеличению сроков метаморфоза проявилась лишь при высокой интенсивности инвазии. Присутствие небольшого числа паразитов не отразилось на плодовитости рачков всех возрастных групп и вызвало значительное снижение ее при высокой интенсивности инвазии.

На примере изучения таких важных биологических показателей, как метаморфоз и плодовитость, можно видеть, что система паразит—хозяин весьма пластична. Относительное динамическое равновесие в системе «*T. nodulosus*—*C. strenuus*» в определенных условиях может нарушаться. На ранних копепоидных стадиях *C. strenuus* эта система менее устойчива, в результате чего даже слабое заражение рачков приводит к существенному увеличению сроков метаморфоза. На более поздних копепоидных стадиях к увеличению сроков развития приводит лишь высокая интенсивность заражения циклопов.

Приведенные материалы могут свидетельствовать о сложности и многообразии отношений в системе паразит—хозяин, возникших в процессе их совместной эволюции.

Литература

- Д у б и н и н а М. Н. 1966. Ремнецы Cestoda : Ligulidae фауны СССР. М.—Л. : 1—261.
К у л а к о в с к а я О. П. 1962. Развитие гвоздичников (Caryophyllaeidae, Cestoda) в промежуточном хозяине. Зоолог. журн., 41 (7) : 986—992.
К у п е р м а н Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л. : 1—208.
К у п е р м а н Б. И. и А. В. М о н а к о в. 1972. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (Pseudophyllidea). Паразитолог., 6 (3) : 274—282.

- Я л ы н с к а я Н. С. 1972. О влиянии личинок гельминтов на физиологию роста гаммарусов-хозяев. В кн.: I Всесоюзн. симпозиум по болезням и паразитам вод. беспозвоночных. Львов. ун-в. : 100—102.
- G u t t o w a A. 1961. Experimental investigations on the systems «procercoids of *Diphyllbothrium latum* (L.) — Copepoda». *Acta parasitolog., Polon.*, 9 (25) : 371—408.
- G u t t o w a A. 1963. Natural focus of infection of plankton crustaceans with procercoids of *Diphyllbothrium latum* L. in Finland. *Acta parasitolog., Bolon.*, 11 (10) : 145—152.
- K e n n e d y C. R. 1972. The effect of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* upon production and respiration of its intermediate host. *Parasitolog.*, 64 : 485—499.
- K l e k o w s k i R. Z. and A. G u t t o w a. 1968. Respiration of *Eudiaptomus gracilis* infected with *Diphyllbothrium latum*. *Exp. Parasitolog.*, 22 : 279—287.
- M i c h a j l o w W. 1953. O stosunkach wewnatrzgatunkowych populacjach procerkoidow *Triaenophorus lucii* (Müll.). *Acta parasitolog. Polon.*, 1 (1) : 1—28.
- M i c h a j l o w W. 1962. Species of the genus *Triaenophorus* (Cestoda) and their hosts in various geographical regions. *Acta parasitolog. Polon.*, 10 (1) : 1—36.
- W a t s o n N. H. F. and J. L. P r i c e 1960. Experimental infections of cyclopoid copepods with *Triaenophorus crassus* (Forel) and *Triaenophorus nodulosus* (Pallas), *Canad. J. Zoolog.*, 38 : 345—356.

THE EFFECT OF PROCERCOIDS OF TRIAENOPHORUS
NODULOSUS ON THE BIOLOGY OF THEIR FIRST
INTERMEDIATE HOSTS, CYCLOPS STRENUUS

B. I. Kuperman, V. K. Kireev

S U M M A R Y

The effect of procercoids of *T. nodulosus* on the periods of metamorphosis, fecundity, survival and the capacity to infect *C. strenuus* at all copepodid stages (I—V) was studied experimentally. It has been first shown that early copepodid stages (I—III) can be easily infected and serve as first intermediate hosts of *T. nodulosus*. Under the effect of the parasite the metamorphosis periods of the I and 2-nd copepodid stages increase considerably even at the low infection intensity while at the IV and V copepodid stages — only at the high infection intensity. If the infection takes place at the IV copepodid stage the female fecundity decreases even at a high infection intensity. The life span of infected and noninfected cyclops coincides.

At early developmental stages the relations in the system «*T. nodulosus*—*C. strenuus*» manifest themselves in different ways and result in the breach of the important biological function of the host.
